

Synthèse bibliographique

**LES PROLIFÉRATIONS VÉGÉTALES AQUATIQUES EN FRANCE :
CARACTÈRES BIOLOGIQUES ET ÉCOLOGIQUES DES
PRINCIPALES ESPÈCES ET MILIEUX PROPICES.
I. BILAN D'UNE SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE.**

**M.C. PELTRE (1)*, S. MULLER (1)*, M. OLLIVIER (1), A. DUTARTRE (2)*,
J. BARBE (3)*, J. HAURY (4)*, M. TREMOLIERES (5)***

(1) Université de METZ, UPRES E.B.S.E., Laboratoire de Phytoécologie, Campus Bridoux,
av. du Général Delestraint, F 57070 METZ.

(2) CEMAGREF, Unité Qualité des Eaux, Gazinet, F 33612 CESTAS Cedex.

(3) CEMAGREF Lyon, 3 quai Chauveau, F 69336 LYON Cedex.

(4) ENSA Ecologie & INRA Ecologie aquatique, 65 route de St Briec, F 35042 RENNES
Cedex.

(5) Institut de Botanique, Laboratoire de Botanique, 28 rue Goethe, F 67000,
STRASBOURG.

* G.I.S. (Groupement d'Intérêt Scientifique) Macrophytes des Eaux Continentales

Auteur pour correspondance : peltre@bridoux.sciences.univ-metz.fr

Tél. : 33/(0)3.87.37.84.26 / Fax : 33/(0)3.87.37.84.23

Reçu le 22 mai 2000
Accepté le 14 mai 2001

Received 22 May, 2000
Accepted 14 May, 2001

RÉSUMÉ

La gestion des milieux aquatiques touchés par des proliférations végétales rencontre de nombreuses difficultés liées à l'appréciation des déséquilibres induits. Parmi celles-ci figure l'évaluation de l'intensité des phénomènes, tant à l'échelle spatiale que temporelle, et celle des nuisances qui réduisent la satisfaction des usages. Un inventaire des principaux groupes de végétaux concernés, considérés comme des « espèces à risque de prolifération » a été dressé après examen de divers constats recensés sur le territoire français. Ce sont notamment des macro-algues, des cyanobactéries, des phanérogames hydrophytes autochtones comme *Ranunculus* sp., *Potamogeton* sp., *Myriophyllum* sp., *Ceratophyllum* sp., *Lemna* sp., et des hydrophytes introduits comme *Elodea* sp., *Lagarosiphon* sp., *Ludwigia* sp., *Myriophyllum aquaticum*, certains héliophytes et deux espèces rivulaires exotiques (*Fallopia japonica* et *Impatiens glandulifera*). Leurs potentialités importantes de développement et de propagation s'expliquent par leurs stratégies biologiques, dont certaines adaptations morphologiques et physiologiques et divers moyens de multiplication végétative. Les milieux propices aux proliférations

présentent des conditions environnementales particulières : fort éclaircissement souvent lié à une faible profondeur et à un échauffement des eaux, conditions hydrologiques stables, minéralisation moyenne à forte, niveau trophique souvent élevé. La conjonction de ces deux composantes (espèce à risque et milieu propice), crée ainsi les conditions d'une prolifération et définit des situations à risque minimal ou maximal. Ces connaissances concourent à une meilleure définition des situations de risque de prolifération et peuvent fournir des informations utiles quant aux conditions et aux limites d'application des techniques de gestion et de contrôle de ces phénomènes.

Mots-clés : macrophytes, biologie, écologie, prolifération, milieu aquatique.

**AQUATIC PLANT PROLIFERATIONS IN FRANCE: BIOLOGICAL
AND ECOLOGICAL FEATURES OF THE MAIN SPECIES
AND FAVOURABLE ENVIRONMENTS.
I. SYNTHESIS OF A BIBLIOGRAPHIC SURVEY.**

ABSTRACT

Management of water-bodies affected by prolific growths of plants pose several problems related to assessment of created imbalances. The intensity of these phenomena should be considered on both spatial and temporal scales, as well as the impact of negative effects on practical uses of the water-bodies by man. An examination of invading growths recorded on the French hydrographic system has been carried out. As a result, an inventory of the most relevant plants was produced, called « risk species », belonging to different macrophyte groups like macro-algae, native hydrophyte phanerogams as *Ranunculus* sp., *Potamogeton* sp., *Myriophyllum* sp., *Ceratophyllum* sp., *Lemna* sp., and introduced phanerogams like *Elodea* sp., *Lagarosiphon* sp., *Ludwigia* sp., *Myriophyllum aquaticum*. Some helophyte plants, Cyanobacteria and two riparian introduced species (*Fallopia japonica* and *Impatiens glandulifera*), have also been considered. Biological strategies determine their proliferation potential by developing high growth and substantial propagation abilities, through some special morphological and physiological features and means of reproduction. Environment types and factors favour this capacity. These favourable environments are connected with environmental conditions such as high irradiation, mostly linked to shallow depth and water warming, stable or low hydrological conditions, high mineralization and trophic level. The occurrence of dense vegetation is usually the combination of these two aspects, with the influence of mostly several favourable factors. Some situations of minimal and maximal risks can be defined. This knowledge should improve understanding of these events and provide more information for management and control practices.

Key-words : macrophytes, biology, ecology, proliferation, water body.

INTRODUCTION

Les macrophytes aquatiques sont capables d'occuper de très grandes surfaces dans les écosystèmes aquatiques, colonisant préférentiellement les secteurs peu profonds ; on parle alors de proliférations végétales (G.I.S. - Groupement d'Intérêt Scientifique - MACROPHYTES, 1997). Cette notion est l'expression d'un jugement à connotation généralement négative sur la dynamique d'une population : une plante proliférante est une espèce colonisant rapidement un site donné, le plus souvent par production d'une

phytomasse importante, et occupant tout l'espace disponible, souvent au détriment d'autres espèces présentant une moindre vitalité. Ces développements exacerbés sont susceptibles d'engendrer ou de participer à des déséquilibres du fonctionnement de l'écosystème. De plus cette occupation de l'espace, immédiatement perceptible par les usagers, amène à considérer ces végétaux comme nuisibles vis-à-vis des utilisations humaines de ces milieux.

Ces fortes colonisations des milieux aquatiques sont souvent engendrées par des modifications de certains paramètres environnementaux, physiques et/ou chimiques et sont généralement le fait d'une espèce ou d'un petit groupe d'espèces adaptées à ces modifications. Elles peuvent également être la conséquence de l'apparition d'espèces nouvelles présentant de fortes dynamiques d'expansion, susceptibles d'occuper des biotopes inoccupés ou de remplacer les espèces autochtones (DUTARTRE *et al.*, 1997).

Des nuisances occasionnées par les proliférations des plantes aquatiques en France, ont été signalées depuis plusieurs décennies dans divers types de milieux aquatiques, dont principalement les milieux stagnants (DUTARTRE, 1988, 1992 ; PELTRE *et al.*, 1995).

Etant donné la diversité des écosystèmes aquatiques, de nombreuses espèces de macrophytes peuvent, dans un contexte particulier, être considérées comme proliférantes. Il a donc paru intéressant de faire le point sur les végétaux responsables de ces événements, à l'échelle du territoire français et d'affiner la connaissance des caractéristiques biologiques et écologiques qui permettent à ces végétaux d'être plus compétitifs et de devenir envahissants dans différents milieux. Cette synthèse pourra apporter des informations utiles au contrôle de ces proliférations et à la gestion des milieux touchés, qui feront l'objet du deuxième article.

MÉTHODES

Afin de sélectionner les principales espèces à caractère proliférant, une synthèse bibliographique a été réalisée à partir d'une enquête menée auprès des gestionnaires et des utilisateurs dans différents types d'écosystèmes aquatiques français (G.I.S. MACROPHYTES, 1997). Elle a permis dans un premier temps d'effectuer un inventaire des différents types de végétaux aquatiques susceptibles de proliférer en milieu aquatique continental, stagnant et courant, manifestant de façon régulière ou occasionnelle, à l'échelle nationale ou régionale, des phénomènes de prolifération. A partir des connaissances disponibles au niveau des hydrosystèmes français au cours des dix dernières années, l'étude a été principalement orientée sur les végétaux, dont les proliférations peuvent provoquer des nuisances importantes pour différents usages de l'eau, et sur leur répartition géographique. Une liste des principales espèces proliférantes, relevées au cours de cet inventaire, a été établie.

La deuxième étape de la recherche a consisté en un recensement et une analyse de publications européennes et étrangères, permettant de préciser les traits biologiques et écologiques déterminants des végétaux, pouvant expliquer la prédominance et l'extension de certaines plantes.

L'agrégation de ces connaissances permet de présenter une synthèse des stratégies biologiques induisant le potentiel proliférant de ces espèces ainsi que des paramètres environnementaux et types de milieux susceptibles de les favoriser.

RÉSULTATS

Inventaire des espèces et répartition des proliférations recensées

Inventaire

L'inventaire des plantes potentiellement proliférantes se veut le plus exhaustif possible, mais ne prétend pas prendre en compte toutes les espèces pouvant avoir des impacts de courte durée ou très localisés. L'ensemble des groupes considérés comporte les macrophytes (macro-algues, bryophytes, ptéridophytes et phanérogames), en intégrant le groupe des cyanobactéries, qui présente des nuisances proches de celles des macrophytes. Quelques espèces rivulaires ont également été prises en compte. Du fait de leur spécificité, les espèces végétales des milieux estuariens et côtiers ont été exclues de l'inventaire. Les genres ou espèces de phanérogames étudiés appartiennent à différents types biologiques : les hydrophytes (dont l'appareil végétatif se situe sous ou à la surface de l'eau) totalement immergés et affleurants, les pleustophytes (hydrophytes libres flottants), et les hélophytes (dont l'essentiel de l'appareil végétatif se développe hors de l'eau). Parmi les phanérogames hydrophytes, une distinction a été réalisée entre les hydrophytes indigènes et les hydrophytes introduits, présentant un caractère invasif marqué relativement récent.

Liste des espèces proliférantes

Une sélection à deux niveaux a été opérée au cours de l'inventaire. Toutes les espèces présentant des proliférations et /ou des nuisances importantes ont fait l'objet d'une étude plus approfondie. Quelques taxons ont ensuite été retenus parce qu'ils sont représentatifs soit d'un certain type biologique, soit d'une certaine forme de nuisance (Tableau I). Ainsi, parmi les algues générant des nuisances, figurent les algues filamenteuses fixées des genres *Cladophora* sp. et *Vaucheria* sp., qui se développent fréquemment en milieu courant. Le genre *Hydrodictyon* a été retenu du fait de la gêne qu'il peut occasionner dans les milieux stagnants s'il se développe abondamment en constituant un réseau dense qui encombre la surface de l'eau. Le genre *Spirogyra*, représente un autre type d'algue filamenteuse, non fixée sur le fond et se développant en milieu stagnant dans la tranche d'eau ; moins productif, il peut néanmoins poser des problèmes dans les bassins de pisciculture par sa capacité d'encombrement. Nous n'avons pas retenu d'espèces dans le groupe des Bryophytes car elles n'induisent pas de problème majeur. En revanche, une Ptéridophyte, *Azolla filiculoides*, petite fougère aquatique fréquemment associée aux Lemnacées et susceptible de développements importants en milieux stagnants, a été étudiée.

Parmi les plantes hydrophytes indigènes, plusieurs espèces de potamots et de renouées ont été prises en compte. Des plantes, souvent abondantes en étang comme *Nuphar lutea* mais ne semblant pas créer de nuisances particulières, ont été étudiées plus brièvement. Parmi les hydrophytes introduites, se trouvent de nombreux représentants de la famille des Hydrocharitacées. *Elodea canadensis*, d'introduction relativement ancienne, s'est progressivement intégré dans les communautés végétales du territoire français, tandis que d'autres espèces du même genre, d'introduction plus récente comme *Elodea nuttallii*, ou d'autres espèces de genres proches comme *Lagarosiphon major* et *Egeria densa* peuvent présenter des développements extrêmement importants (DUTARTRE *et al.*, 1997).

Le groupe des hélophytes est également abordé. Bien que les roselières soient globalement en régression au niveau européen et français, il semble intéressant de les traiter en tant que type biologique pouvant localement poser des problèmes d'invasion du milieu.

Enfin, deux plantes de type rivulaire ont été retenues pour leur dynamique d'extension rapide et problématique en France et en Europe, l'une déjà très développée sur les berges, voire dans les plaines alluviales de nombreux cours d'eau, la renouée *Fallopia japonica*, et l'autre davantage inféodée au milieu aquatique et apparemment moins répandue à l'heure actuelle, *Impatiens glandulifera*.

Tableau I

Liste des principales plantes aquatiques susceptibles de prolifération en France.

Table I

List of the main invading aquatic plants in France.

☞ **les Cyanobactéries planctoniques et benthiques :**

Anabaena sp., *Aphanizomenon* sp., *Lyngbia* sp., *Microcystis* sp., *Oscillatoria* sp., *Phormidium* sp.

☞ **les macro-algues filamenteuses :**

Cladophora sp., *Vaucheria* sp., *Hydrodictyon* sp., *Spirogyra* sp.

☞ **Les macrophytes hydrophytes indigènes :**

- les renoncules, dont principalement *Ranunculus fluitans*, *R. penicillatus*, *R. peltatus*,
- les potamots, dont principalement *Potamogeton pectinatus*, *P. crispus*, *P. fluitans*, *P. gramineus*, *P. lucens*, *P. natans*, *P. perfoliatus*,
- le myriophylle en épi, *Myriophyllum spicatum*,
- le cératophylle, *Ceratophyllum demersum*.

☞ **Les macrophytes hydrophytes introduits :**

- les élodées, dont *Elodea canadensis*, *E. nuttallii*, *E. ernstiae*,
- *Lagarosiphon major*,
- *Egeria densa*,
- les jussies, *Ludwigia peploïdes* et *L. uruguayensis*,
- le myriophylle du Brésil, *Myriophyllum aquaticum*.

☞ **Les macrophytes pleustophytes (hydrophytes flottants libres) :**

- les lentilles d'eau, *Lemna minor*, *L. gibba*, *L. trisulca*, *Spirodela polyrhiza*,
- la fougère *Azolla filiculoïdes*.

☞ **Les macrophytes hélophytes :**

Glyceria maxima, *Phalaris arundinacea*, *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Sparganium erectum*, *Typha latifolia*.

☞ **Les espèces rivulaires :**

Fallopia japonica et *Impatiens glandulifera*.

Répartition des proliférations recensées en France

Le recensement des proliférations végétales montre que la majorité des espèces retenues touche une grande partie du territoire français, hormis les espèces récemment introduites qui progressent actuellement dans des zones plus restreintes, soit qu'elles soient en début de phase de colonisation, soit qu'elles soient limitées dans leur développement par les conditions climatiques.

Les Cyanobactéries et les algues montrent une large amplitude écologique et se développent partout dans les régions tempérées. Ainsi des blooms à Cyanobactéries planctoniques peuvent-ils apparaître dans les plans d'eau des différentes régions (PRYGIEL et LEITAO, 1994 ; MICHARD *et al.*, 1996 ; CENTRE DE RECHERCHES ECOLOGIQUES, 1992).

Les macro-algues des genres *Cladophora* et *Vaucheria* provoquent des épisodes proliférants conséquents sur de nombreux cours d'eau de la plupart des régions. Ceux-ci sont notamment bien connus des rivières calcaires du Jura (RODRIGUEZ et VERGON, 1996) ou de la Marne (LELEU, 1989), marno-calcaires en Lorraine (GRASMUCK *et al.*, 1993) ou eutrophes acides en Bretagne (DANIEL et HAURY, 1995). *Spirogyra* sp. est cité dans de nombreux milieux lenticulaires français. Des développements considérables d'*Hydrodictyon* ont été observés sur des plans d'eau comme le Mirgenbach (MATHEY, 1993) et en cours d'eau (RODRIGUEZ et VERGON, 1996).

Potamogeton pectinatus, fréquemment lié à des milieux à caractère eutrophe marqué, peut proliférer du nord au sud et de l'est à l'ouest de la France en cours d'eau (Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse, 1992 ; GRASMUCK *et al.*, 1993 ; PELTRE *et al.*, 1993 ; HAURY *et al.*, 1996a ; BERNEZ 1999), comme en plan d'eau (PELTRE *et al.*, 1995 ; MORGILLO, 1995 ; SOCIETE du CANAL de PROVENCE, 1998). Les lentilles d'eau se développent sur de nombreux milieux stagnants français, comme le marais breton (MOREAU, 1996). Elles sont sans doute plus souvent citées dans des régions comme Artois-Picardie du fait de la présence de nombreux canaux (GUYOT, 1994). Les élodées sont largement répandues dans diverses régions de France, avec une prédominance actuelle d'*Elodea nuttallii* sur *E. canadensis* (THIEBAUT *et al.*, 1997).

Par contre certaines espèces ne développent des proliférations que dans certaines aires géographiques et ne sont pas signalées dans toutes les régions. C'est le cas de *Ranunculus fluitans*, espèce médio-européenne à caractère calciphile marqué, qui peut créer des développements conséquents comme par exemple sur la Dordogne (CENTRE D'ECOLOGIE DES RESSOURCES RENOUVELABLES, 1991), alors qu'elle est rare et menacée dans le Massif Armoricain (HAURY, 1996a), voire protégée dans la région Artois-Picardie. L'algue *Hydrodictyon reticulatum* ne semble d'ailleurs pas poser de problèmes dans cette région, pas plus que *Ceratophyllum demersum* et *Myriophyllum spicatum* qui lui, de plus, ne prolifère pas dans l'Ouest.

Quant aux espèces récemment introduites, elles présentent un caractère invasif notable dans le Sud-Ouest pour *Lagarosiphon* sp., dans le Sud et l'Ouest pour *Ludwigia* sp., avec une extension de son aire vers le Nord-Ouest (DUTARTRE *et al.*, 1997) et le Nord-Est (KLEIN, comm. pers.), de la Bretagne à la Gironde pour *Egeria densa* (DUTARTRE *et al.*, 1999) et dans l'Ouest et le Sud-Ouest pour *Myriophyllum aquaticum* ; cette espèce vient en outre d'être observée dans le nord de la France (V. BOULLET, comm. pers.). *Fallopia japonica* possède de grandes capacités d'expansion, notamment dans les plaines alluviales anthropisées, et colonise des secteurs français de plus en plus nombreux, comme les vallées alluviales des Vosges granitiques (SCHNITZLER et MULLER, 1998) et les rives de cours d'eau anthropisés des bassins Rhône-Méditerranée-Corse, Adour-Garonne et Loire-Bretagne.

Caractéristiques biologiques et écologiques des espèces proliférantes

La capacité des macrophytes et des algues benthiques et planctoniques à prospérer en milieu aquatique est la résultante de séries complexes d'interactions entre les capacités intrinsèques des végétaux et leur environnement physico-chimique (éclairage, température, facteurs hydrologiques, qualité d'eau...), que l'on peut aborder selon deux aspects :

- les stratégies biologiques qui induisent le potentiel proliférant des végétaux,
- les types de milieux et les paramètres environnementaux qui favorisent les proliférations.

Stratégies biologiques

La prise en compte des stratégies biologiques des espèces proliférantes permet de mieux cerner les conditions expliquant leurs performances. Parmi celles-ci figurent notamment les adaptations morphologiques et physiologiques et les modes de reproduction.

1. Les adaptations morphologiques et physiologiques

Certaines espèces immergées s'assurent, par leur caractère couvrant dû à une croissance et/ou à une multiplication rapide, la dominance au sein des communautés végétales, ce qui conduit notamment à masquer la pénétration de la lumière pour les autres espèces. C'est le cas des pleustophytes comme les Lemnacées, d'hydrophytes submergés à herbiers très denses comme *Potamogeton pectinatus*, *Elodea* sp., *Egeria densa*. Ce caractère est notamment favorisé par la taille importante des pieds comme chez *Lagarosiphon major* ou *Ludwigia* sp. (SCULTHORPE, 1967). La possibilité de présenter des formes variables, ou phénoplasticité, se rencontre chez certaines espèces de renoncules, de potamots et de callitriches, qui leur permet de s'adapter aux paramètres morpho-dynamiques du milieu. Ainsi la recherche de lumière en milieu turbide induit-elle chez *Potamogeton pectinatus* l'allongement des entre-noeuds et l'intensification des ramifications en surface (VAN WIJK, 1988).

L'enracinement en profondeur permet un ancrage solide pour certaines de ces espèces comme *Potamogeton pectinatus*, *Lagarosiphon major* ou *Ludwigia* sp. La présence de racines adventives sur les tiges de *Ludwigia* sp., de *Myriophyllum aquaticum* et parfois d'*Elodea* sp. constitue un moyen de multiplication végétative et de régénération efficace en cas de rupture de la tige (SCULTHORPE, 1967).

Un taux de croissance important représente pour des macrophytes comme les macro-algues, la renouée flottante et pour la renouée du Japon, un gage de fort développement. De même l'efficacité de l'activité photosynthétique, signe de bonne productivité, est-elle bénéfique pour des macro-algues telles les cladophores, et des hydrophytes comme *Myriophyllum spicatum* (MADSEN *et al.*, 1991) ou *Lagarosiphon major* (BROWN *et al.*, 1974). Cette activité est favorisée chez certains macrophytes (*Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton crispus*, *P. lucens*...) ayant la capacité d'utiliser, dans certaines conditions d'alcalinité et de pH, outre le CO₂ dissous, les ions bicarbonates HCO₃ (MABERLY et SPENCE, 1983).

2. Les modes de reproduction

La reproduction sexuée est un mode de multiplication secondaire pour les macrophytes, y compris pour les algues. Sa fonction principale est d'assurer la pérennité

de l'espèce et éventuellement la colonisation de nouveaux sites. En effet le milieu aquatique n'est pas un milieu favorable à l'aboutissement d'une floraison ou d'une fécondation malgré certaines adaptations telles que l'épi floral vertical et la floraison en surface (SCULTHORPE, 1967). Et même si la fécondation a eu lieu, le rendement de la germination est souvent très faible. On peut prendre l'exemple de la germination inefficace de *Nuphar lutea*, malgré une abondance de graines évaluée à 600 /m², et qui ne colonise le milieu que grâce à l'extension de son rhizome (BARRAT-SEGRETAIN, 1996b). Cet auteur précise également que de nombreux hybrides de végétaux comme les renoncules sont moins fertiles que les espèces dont ils sont issus (BARRAT-SEGRETAIN, 1996a). La reproduction sexuée peut même être inexistante pour certaines espèces, notamment les espèces introduites comme les élodées où seuls les pieds femelles sont présents (ou du moins abondants) en Europe. Par contre ce mode est efficace pour *Impatiens glandulifera*, dont les nombreux fruits qui éclatent, projettent un très grand nombre de graines (DETHIOUX, 1989 ; ANONYME 1994 in DUTARTRE *et al.*, 1997).

La multiplication végétative est donc le mode presque exclusif d'extension de la plupart des espèces aquatiques proliférantes. Elle est fondamentale pour le maintien de la plante dans le milieu et ses capacités d'extension. Elle peut recourir à divers procédés :

- La fragmentation de morceaux de tiges qui ont la capacité de « bouturer » facilement, comme *Myriophyllum spicatum*, *Ranunculus fluitans*, *Elodea* sp., *Lagarosiphon major*, *Ludwigia* sp.

- La multiplication végétative par l'intermédiaire de rhizomes, de stolons ou de tubercules souterrains, pour les espèces à enracinement assez superficiel (exemple du potamot pectiné présentant des rhizomes courts et des tubercules) ou à enracinement profond (rhizomes profonds et traçants pour la renouée du Japon). Correspondant à une forme de résistance hivernale, elle est très bien adaptée à la propagation de l'espèce sur de courtes distances dès la belle saison (SCULTHORPE, 1967).

- Une autre forme de multiplication végétative est la formation sur les tiges d'organes particuliers appelés hibernacles, ou encore bourgeons dormants comme chez *Ceratophyllum* sp., *Elodea* sp., *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton crispus* et *Egeria densa*. Ces hibernacles jouent le même rôle que les stolons ou les tubercules mais sont particulièrement adaptés aux espèces à enracinement superficiel. Cette forme de résistance hivernale est également un atout compétitif pour ces espèces.

- La multiplication végétative par bourgeonnement du thalle, comme on l'observe pour les frondes des Lemnacées, confère à ces plantes un taux de croissance particulièrement élevé.

3. Les modes de dissémination

Le transport par le courant est le principal agent de dispersion des propagules (organes permettant la propagation de l'espèce, que ce soit des graines, des fragments de végétaux ou de rhizome) (SCULTHORPE, 1967). L'efficacité de cet entraînement de particules viables par les crues est variable selon les espèces (CELLOT *et al.*, 1998).

C'est également par l'intermédiaire des animaux aquatiques et surtout par les oiseaux qui les transportent dans leur pattes ou sur leur plumage, ainsi que par diverses activités humaines, qu'est assurée la dissémination de certains de ces organes. La propagation des espèces elles-mêmes, lorsqu'elles sont de petite taille comme les frondes de *Lemna* ou d'*Azolla* sp., peut s'effectuer par les mêmes moyens. Quant aux héliophytes, le transport de leurs graines est principalement assuré par le vent (anémochorie) comme pour *Phragmites* sp. et par l'eau (hydrochorie) comme pour *Sparganium* sp. (VAN DER PILJ, 1969).

4. Les cycles saisonniers

Comme tous les végétaux, les macrophytes et les algues présentent des cycles qui peuvent varier selon leurs propres caractéristiques biologiques et physiologiques et également selon les conditions environnementales (lumière, température...). Les facteurs internes vont concerner les capacités d'installation et de croissance végétative ainsi que le déclin par mortalité due à l'âge, ou au parasitisme. Ces cycles peuvent également varier en fonction des facteurs externes comme le régime d'éclairement, les perturbations hydrauliques et l'intensité du broutage.

Le développement des algues filamenteuses et des phanérogames hydrophytes est très lié au régime hydrologique qui va influencer sur leurs capacités de développement (crues, étiages...) (KELLER, 1997). Les espèces à développement précoce (renoncules, certains potamots et algues) possèdent un avantage pour coloniser les sites. Lors de leur déclin pendant la saison estivale, ces mêmes sites sont fréquemment occupés par d'autres espèces plus tardives qui prennent le relais, surtout les macro-algues qui rencontrent de plus à cette période des conditions favorables à leur croissance.

La floraison est connue pour être un facteur de sénescence (DAWSON 1976, BERNEZ et HAURY, 1996). La renouée du Japon possède à ce sujet une stratégie d'optimisation maximale de sa productivité végétale par un très grand décalage de sa période de floraison tardive dans la saison estivale (SCHNITZLER et MULLER, 1998).

Cette connaissance des cycles biologiques permet de mieux appréhender les composantes des communautés floristiques, en intégrant leurs alternances. La non-synchronisation des cycles d'espèces différentes ayant des exigences écologiques voisines peut leur permettre d'atteindre un maximum d'extension (BARRAT-SEGRETAIN, 1996b).

5. La productivité

L'évaluation des productions végétales est un des éléments importants permettant d'apprécier le niveau de prolifération d'une ou plusieurs espèces d'un site. Une mesure semi-quantitative relativement aisée à mettre en oeuvre est l'estimation visuelle du pourcentage de recouvrement des végétaux, ou des coefficients d'abondance-dominance, regroupés en classes et utilisés fréquemment dans les inventaires phytosociologiques (BRAUN-BLANQUET, 1964). Ce mode d'estimation peut donner rapidement une appréciation de l'abondance des espèces sur un site, et une indication sur l'étendue de la prolifération s'il est complété par une description chiffrée de l'espace colonisé. C'est ce paramètre que l'on rencontre le plus fréquemment dans la bibliographie. De fortes densités végétales sont généralement à relier à des pourcentages de recouvrement supérieurs à 50 % du site, pouvant dépasser les 75 %. Un recouvrement important peut toutefois correspondre à une faible biomasse pour des espèces très couvrantes comme les lentilles d'eau ou occupant un grand volume, mais de faible densité comme les spirogyres.

Ces informations peuvent être complétées par des pesées de végétaux qui renseignent sur les biomasses en place (HAURY et GOUESSE-AIDARA, 1990). Globalement celles des hydrophytes proliférants représentent au minimum 1 à 2 kg de poids frais par m², souvent plus, et peuvent atteindre, voire dépasser la dizaine de kilos (soit environ 1 kg de poids sec par m²). C'est notamment le cas de *Cladophora* sp. et d'*Hydrodictyon reticulatum*, d'*Egeria densa*, *Elodea canadensis*, de *Lagarosiphon major* et de *Potamogeton pectinatus*, mais plus rarement des renoncules.

Une étude sur la variabilité typologique et inter-annuelle des biomasses maximales rencontrées sur les cours d'eau lorrains confirme ces chiffres (DESCY *et al.*, 2000).

Les biomasses présentes sur certains sites peuvent largement dépasser ces valeurs dans le cas de proliférations de végétaux amphiphytes ou hélophytes. Par exemple, des données récentes recueillies dans la Réserve Naturelle du Marais d'Orx (Landes) font état de valeurs dépassant 2,5 kg de matières sèches par m² pour des herbiers denses de *Ludwigia* sp. (SAINT-MACARY, 1998). Les temps de doublement de biomasse pour cette même plante dans divers sites du Sud Ouest de la France sont variables de 15 à 68 jours selon les biotopes (CHARBONNIER, 1999).

Caractéristiques environnementales

Les analyses portant sur les relations entre les macrophytes et leur environnement abiotique montrent que la présence des plantes est généralement la conséquence d'une conjonction de facteurs favorables et pas seulement d'un seul.

1. Les paramètres physiques

- L'éclairement

Un des paramètres physiques essentiels favorisant les développements végétaux est l'éclairement. Les secteurs fortement éclairés des écosystèmes aquatiques sont généralement des sites à potentialité élevée de développement végétal, par exemple de renoncules (HAURY, 1996a). CANFIELD et HOYER (1988) remarquent que l'éclairement et son opposé l'ombrage, sont les facteurs principaux de développement des macrophytes sur les cours d'eau de Floride, et qu'ils prédominent sur les teneurs en nutriments des eaux.

La majorité des espèces proliférantes ont des besoins en lumière très importants. Citons les macro-algues, les genres *Ranunculus*, certains *Potamogeton* sp., *Myriophyllum* sp., *Lemna* sp. (sauf *L. trisulca*), *Elodea* sp., *Ludwigia* sp. et *Fallopia* sp. Quelques espèces seraient au contraire moins exigeantes vis-à-vis de ce facteur comme *Ceratophyllum demersum* (HOLM *et al.*, 1977), *Lagarosiphon major* ou *Egeria densa*, et les Cyanobactéries (WHITTON, 1973). Dans leurs travaux sur la répartition de divers taxons d'Hydrocharitacées de Nouvelle Zélande, BROWN *et al.* (1974) indiquent que *E. densa* présente le point de compensation le plus faible (10 $\mu\text{mol quanta m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$).

- La température

De la même façon, les exigences vis-à-vis de la température varient selon les espèces, allant d'espèces printanières nécessitant des températures plus basses comme *Spirogyra* sp., *Ranunculus* sp., à des végétaux pour lesquels l'augmentation de température favorise considérablement la production de biomasse tels que les Cyanobactéries, des Chlorophytes comme *Cladophora* sp. (WHITTON, 1970) et *Hydrodictyon* sp., ainsi que les phanérogames *Lagarosiphon major* et *Myriophyllum aquaticum*.

Ce paramètre conditionne le développement des macrophytes et des Cyanobactéries planctoniques ; il est naturellement lié à l'éclairement et augmente le taux d'activité métabolique, donc la croissance (DAWSON *et al.*, 1982). La plupart des espèces productives sont favorisées par un réchauffement des eaux, jusqu'à un certain seuil au delà duquel son influence peut devenir négative comme le notent DODDS et GUDDER (1992) pour les cladophores. L'abaissement de la température de l'eau en fin de cycle accentue généralement leur dégradation ; c'est le cas pour les Cyanobactéries (BARICA, 1987).

La température intervient également en tant que facteur climatique dans la répartition des espèces et contrôle notamment l'expansion de plantes thermophiles introduites comme *Eichhornia crassipes*, *Egeria densa* ou *Ludwigia* spp.

- La profondeur

Le risque de prolifération est corrélé à la profondeur du milieu, notamment en plan d'eau. Si la profondeur des eaux est faible, la conjonction de ces deux facteurs permet de forts réchauffements des eaux, ce qui favorise donc les proliférations macrophytiques des espèces thermophiles ou thermotolérantes comme les algues filamenteuses et le potamot pectiné. Ce paramètre n'intervient cependant pas pour les colonisations par les pleustophytes comme les Lemnacées. Les milieux peu profonds, aussi bien en plan d'eau que dans certains secteurs des cours d'eau tels que les radiers, sont donc très largement concernés par des développements végétaux importants qui peuvent même conduire, dans certains cas, à des colonisations totales des milieux.

La profondeur jusqu'à laquelle un milieu est colonisé par la végétation aquatique dépend de la disponibilité de la lumière, donc de la transparence de l'eau. Ainsi dans les milieux extrêmement transparents comme les lacs alpins, les végétaux peuvent se développer jusqu'à une quinzaine de mètres de profondeur. Cette capacité diminue au fur et à mesure qu'augmente notamment le degré de trophie du milieu (LACHAVANNE, 1985). Par contre dans des milieux naturellement turbides, la colonisation par des espèces proliférantes comme le potamot pectiné ne dépasse pas 3 mètres de profondeur (PELTRE *et al.*, 1995).

- Le courant et le régime hydrologique

Variable selon les types de végétaux, l'affinité pour le courant est notamment liée au type d'enracinement et d'ancrage de la plante. Les milieux lenticules sont les sites de développement privilégiés d'une grande majorité d'organismes proliférants. Citons les Cyanobactéries planctoniques, les macro-algues comme *Spirogyra* sp. et *Hydrodictyon* sp., les pleustophytes (*Lemna* sp. et *Azolla filiculoides*), certains *Potamogeton*, *Ceratophyllum* sp., *Nuphar lutea*, *Ludwigia* sp. et *Lagarosiphon* sp. C'est également en marge de ce type de milieu que se développent roselières et zones à hélophytes. Au sein des milieux lotiques, les proliférations sont principalement représentées par les macro-algues *Cladophora* sp. et *Vaucheria* sp., et par les renoncules, surtout *R. fluitans*, *R. penicillatus* et *R. peltatus*, dont les développements sont favorisés par un courant modéré à rapide. Certaines espèces, présentent une affinité pour les courants modérés ou tolèrent une certaine agitation du milieu, et peuvent se développer aussi bien en milieu courant qu'en milieu stagnant. C'est le cas des Cyanobactéries benthiques, d'*Elodea* sp., *Myriophyllum* sp., *Potamogeton crispus* et *P. pectinatus*. Pour ce dernier, STRAND et WEISNER (1996) ont pu observer un lien entre une certaine agitation du milieu et une augmentation de la biomasse du potamot pectiné par diminution de celle du périphyton ; en effet ce dernier limite habituellement l'éclaircissement et les échanges nutritionnels, conditions défavorables à la croissance de la plante. La résistance à la turbulence permet de plus au potamot pectiné d'être plus performant dans ces milieux qu'une espèce comme *Potamogeton lucens*, pourtant plus compétitive de par ses traits biologiques (LEHMANN *et al.*, 1997).

Le régime hydrologique (reflétant la géomorphologie, le climat et la topographie), détermine la capacité de fournir les habitats des macrophytes, particulièrement des macro-algues. Pour HASLAM (1978), et pour JANAUER et KUM (1996), c'est un critère essentiel de développement d'une végétation aquatique luxuriante. Il peut influencer sur des variables importantes pour la colonisation et la croissance des végétaux (BIGGS, 1996), telles que les caractéristiques morfo-dynamiques du lit, la mise à disposition des nutriments au sein des herbiers en accélérant leur assimilation, la capacité de développement de propagules végétatives, la densité d'invertébrés brouteurs.

A l'inverse, les événements hydrologiques brutaux comme les crues, la durée et l'intensité des étiages dans les cours d'eau, les marnages des plans d'eau, sont autant de

facteurs agissant sur la répartition et la production de biomasse des communautés végétales (HASLAM, 1978 ; KELLER, 1997). Le courant peut donc être un facteur important de perturbation et de limitation du développement (BIGGS, 1996). Une élévation de débit se traduit par une accélération des vitesses et donc une augmentation de la force d'arrachage, cassant les tiges ou détachant les plantes et emportant les sédiments fins « effet de chasse ». Ainsi se détacheront successivement les Cyanobactéries benthiques, les algues filamenteuses, puis, pour des caractéristiques d'enracinement comparables, les hydrophytes à feuilles flottantes et enfin les hydrophytes à feuilles laciniées.

La période, la fréquence et l'intensité des crues ont des influences variables sur la végétation (BORNETTE et AMOROS, 1991) ainsi que sur les processus de recolonisation (HENRY *et al.*, 1996). Certains végétaux peuvent d'abord s'adapter en allongeant leurs tiges comme *Myriophyllum spicatum*, puis décroître de manière très significative en abondance, tel *Potamogeton pectinatus* (BERNEZ, 1999). La plupart des espèces ont cependant la capacité de se régénérer l'année suivante par graines ou organes végétatifs (SPINK et ROGERS, 1996).

- Le type géologique

La nature géologique d'un milieu va imprimer sur le cours d'eau des caractéristiques notamment géomorphologiques (type de substrat), géochimiques (minéralisation, pH, calcium...) et d'écoulement.

Globalement, les types géologiques les plus favorables aux proliférations aquatiques végétales sont :

- les substrats calcaires, avec les macro-algues *Cladophora* sp. et *Vaucheria* sp., *Ranunculus fluitans*, *Berula erecta*,
- les substrats marno-argileux, avec les macro-algues, *Potamogeton pectinatus*, *P. crispus*, *P. lucens*, *Myriophyllum spicatum*,
- et les substrats d'alternance marno-calcaires, avec les espèces citées ci-dessus et les espèces du genre *Elodea*.

Les substrats gréseux ou granitiques, fréquemment présents à l'amont des cours d'eau, possèdent des niveaux de minéralisation faibles et sont peu sujets à des proliférations durables et intenses, exception faite de quelques Cyanobactéries ou macro-algues printanières (*Ulothrix* sp.). Ils sont néanmoins favorables au développement important d'herbiers à *Ranunculus penicillatus* ou *R. peltatus*, à *Elodea nuttallii*, et également à *Ludwigia* sp. La renouée du Japon se développe fortement le long des cours d'eau granitiques des Vosges, car elle a une préférence marquée pour les substrats meubles non carbonatés (SCHNITZLER et MULLER, 1998).

Cependant, on note que la flore à l'aval de ce type de cours d'eau est souvent banale, avec apparition d'espèces caractéristiques de milieux eutrophes marno-calcaires comme *Zannichellia palustris*, *Myriophyllum spicatum* et *Ceratophyllum demersum*, *Nuphar lutea*, certains potamots comme *P. pectinatus* (HAURY *et al.*, 1998).

- Le type de substrat

La nature et la structure des sédiments jouent un rôle déterminant comme sites d'ancrage des végétaux enracinés et sources d'éléments nutritifs. NICHOLS et YANDELL (1995) identifient ainsi plusieurs groupements végétaux en milieu lentique selon la nature du substrat.

La majorité des espèces proliférantes ont une nette préférence pour les substrats à granulométrie fine, vases ou sables, qui facilitent ou renforcent l'enracinement. C'est le cas des potamots, élodées, myriophylles et espèces introduites. D'autres espèces de milieu lotique sont inféodées à des substrats plus grossiers, que ce soit les Cyanobactéries benthiques, cladophores et vaucheries fixées préférentiellement sur des blocs ou des pierres, voire sur des cailloux et graviers. Cependant les renoncules qui se développent en milieu rhéophile, caractérisé par la présence de cailloux et de substrats grossiers, sont généralement enracinées dans les sédiments fins situés entre ces éléments grossiers, dont la stabilité favorise leur ancrage.

Il ne faut pas omettre les végétaux eux-mêmes qui peuvent également servir de support au développement d'autres taxons, tels que les vaucheries croissant sur les cladophores en fin de saison etc... Il existe aussi quelques taxons qui ne sont pas dépendants du substrat : outre les Cyanobactéries planctoniques, ce sont, par exemple, les lentilles d'eau et la spirogyre.

Les conditions stationnelles et les caractéristiques physiques du lit semblent donc primordiales et exercent une forte influence sur la composition des communautés végétales. Toute modification de l'habitat aquatique (curage, reprofilage) détermine une recolonisation par des espèces pionnières et peut favoriser des espèces proliférantes à développement rapide.

2. Les paramètres chimiques

Les paramètres relatifs à la qualité de l'eau ont un impact plus ou moins important sur le développement des communautés végétales. La composition chimique des eaux et des sédiments peut directement influencer sur la nature, la diversité et la répartition des végétaux aquatiques, puisque ceux-ci peuvent le plus souvent se nourrir dans ces deux compartiments abiotiques de l'écosystème. Cette influence peut être négative sur le développement végétal dans le cas de pollutions organiques importantes ou toxiques, ou positive dans le cas d'un enrichissement en nutriments ou d'apports organiques faibles. Des travaux ont été menés sur cet aspect de la nutrition des plantes aquatiques et parmi les synthèses disponibles on peut citer par exemple celles de BLAKE et DUBOIS (1979), ROBACH *et al.* (1996a).

- Minéralisation et pH

La majorité des cas de fortes proliférations se produisent dans des milieux moyennement à fortement minéralisés ou à l'aval de pollutions organiques. Citons le cas des cyanobactéries, des macro-algues, de *Potamogeton pectinatus*, de *Ranunculus fluitans* etc... Une très faible minéralisation induit généralement un faible taux de recouvrement des macrophytes présents et une dominance de Bryophytes, avec parfois la prolifération fugace d'algues du genre *Ulothrix* (au printemps), ou de certaines Cyanobactéries. Pour des conductivités faibles à moyennes, les milieux accueillent régulièrement un certain nombre d'espèces « à potentialité proliférante », mais la plupart du temps sans prolifération effective. C'est le cas par exemple d'*Elodea canadensis* ou d'*Egeria densa* qui peuvent présenter de larges amplitudes vis-à-vis de ce facteur. Certaines espèces comme *Ranunculus penicillatus* et *R. peltatus* sont cependant capables de se développer de façon marquée dans ce type de milieu (GRASMUCK *et al.*, 1995).

- Les nutriments

Les années 1980-90 ont été marquées par la mise en évidence d'un lien entre la teneur élevée des nutriments dans le milieu aquatique, en particulier le phosphore et l'abondance des peuplements végétaux, macrophytiques et surtout planctoniques (BARROIN, 1995). L'amalgame entre les notions d'eutrophisation et de prolifération a

d'ailleurs créé une certaine confusion. La régulation des excès de biomasses phyto-planctoniques par la réduction du phosphore dissous fait actuellement partie des outils de gestion et de restauration des milieux aquatiques et donne des résultats intéressants (BARROIN, 1991). Cette régulation n'est cependant pas aussi simple à l'égard des macroalgues et les macrophytes. On peut observer des relations directes entre l'élévation des teneurs d'un nutriment dans l'eau et l'abondance d'une espèce, comme GRASMUCK (1994) a pu l'observer pour le phosphore et *Vaucheria* sp., *Potamogeton pectinatus* et *Lemna minor*, alors que ce n'est pas toujours le cas pour d'autres végétaux comme *Cladophora* sp. et *Elodea canadensis*. En effet, la relation entre nutriments et végétaux fixés intervient à travers la phase aqueuse et/ou les sédiments, de façon complexe selon le type de végétal et la disponibilité des nutriments dans le milieu. En milieu stagnant, ANDERSON et KALFF (1988) ont montré l'importance des caractéristiques du sédiment (texture) et de ses teneurs en nutriments (N, P, K) sur la production des biomasses macrophytiques submergées.

Les informations disponibles sont parfois contradictoires et il est souvent délicat d'aborder et de comprendre le rôle précis des nutriments dans le développement important d'une espèce. Des études sur la relation entre la composition foliaire des macrophytes et les teneurs en phosphore de la phase aqueuse (ROBACH *et al.*, 1996b), ont montré une relation entre les valeurs moyennes du P foliaire et la moyenne annuelle de la charge phosphatée du milieu aquatique. Elles ont également montré que la variabilité intra-spécifique est plus importante pour les plantes de milieu eutrophe que pour les plantes inféodées aux milieux oligotrophes ou mésotrophes. Ces travaux ont enfin révélé qu'une plante hydrophyte test, *Elodea nuttallii*, espèce à enracinement superficiel, est capable de prélever du P exclusivement à partir de la phase aqueuse, et que cette activité est plus faible lorsque la plante est enracinée. Ce processus dépend de la charge phosphatée de l'eau, que la plante soit enracinée ou pas.

On trouve dans la littérature moins d'informations sur le rôle de l'azote, dont l'impact semble plus délicat à apprécier que celui du phosphore, à part quelques corrélations entre teneurs élevées en nitrates et la présence de *Ranunculus fluitans* sur des cours d'eau lorrains (GRASMUCK *et al.*, 1995). Ainsi pour certains auteurs comme CARBIENER *et al.* (1995), le phosphore peut jouer le rôle de facteur limitant de la production végétale, tandis que l'azote sous sa forme ammoniacale est plutôt un élément toxique à doses élevées. Il apparaît que, si le choix entre les deux formes d'azote se présente, l'azote ammoniacal est souvent choisi préférentiellement aux nitrates par les macrophytes, l'assimilation de cette forme de l'azote demandant moins d'énergie à la plante. C'est le cas par exemple des cladophores, des élodées, de *Lagarosiphon major*. L'abondance de *Lemna minor* augmente parallèlement aux teneurs aqueuses en azote ammoniacal, tandis qu'*Elodea canadensis* préfère les teneurs moyennes (GRASMUCK, 1994). Cependant cet élément peut s'avérer toxique à fortes doses et la sensibilité à cette toxicité est variable selon les espèces et au sein même d'une espèce (*Elodea canadensis*), d'une écorégion à l'autre (ROLLAND *et al.*, sous presse). Citons aussi l'augmentation de l'abondance de *Vaucheria* sp., *Potamogeton pectinatus* et *P. crispus* parallèlement aux teneurs en nitrates, tandis que l'inverse est observé pour *Myriophyllum spicatum* qui se distingue de la même façon pour l'azote ammoniacal (GRASMUCK, 1994). Pour les Cyanobactéries à hétérocystes, le rapport N/P est déterminant dans leur prolifération. La dominance du phosphore dans le milieu ($N/P < 7$) induit, au même titre que les légumineuses en milieu terrestre, la possibilité pour ces végétaux d'utiliser l'azote gazeux dissous et donc de proliférer au sein de l'écosystème (SMITH, 1983).

Sur des systèmes physiques aux paramètres géologiques et hydrologiques assez homogènes comme le Ried alsacien, les Vosges du Nord ou certains sites bretons (ROBACH *et al.*, 1995 ; HAURY *et al.*, 1996b, THIEBAUT et MULLER, 1999), on a pu établir une relation entre la distribution des macrophytes sur ces cours d'eau et les teneurs de la phase aqueuse en phosphates et en ammoniac. Par contre, dans d'autres systèmes

physiquement plus complexes et/ou atteignant des teneurs trophiques élevées, d'autres paramètres explicatifs interviennent (DANIEL et HAURY, 1996b). Lorsque le phosphore ou l'azote sont supérieurs à certains seuils et ne sont alors plus limitants, d'autres facteurs vont intervenir en limitant ou amplifiant les effets de la trophie. Ce sont alors souvent les conditions hydro-dynamiques du milieu qui interviennent, dont par exemple le courant, l'action des crues, le temps de séjour de l'eau dans les plans d'eau liés à leur profondeur, le marnage, etc. (O.C.D.E., 1982).

3. Les relations entre espèces

Lorsque le tapis végétal se ferme, les relations inter-spécifiques sont intensifiées, et correspondent le plus souvent à la compétition pour les facteurs nécessaires à l'accroissement des plantes. Une espèce à croissance rapide et à forte capacité de colonisation va, par exemple, occuper l'espace disponible et limiter ainsi l'accès à la lumière pour d'autres espèces.

Divers types de relations peuvent être observés : les associations, comme celle des cladophores associées à des Cyanobactéries fixatrices d'azote leur permettant de survivre dans certaines situations déficientes en azote (DODDS et GUDDER, 1992). D'autres exemples sont les témoins de diverses formes de compétition possibles, soit au sein d'un même type biologique, lors du remplacement d'espèces par d'autres, liés à la tolérance à l'évolution de certains milieux ou à certaines dégradations comme l'eutrophisation (exemple des cladophores remplaçant certains macrophytes (TEN CATE *et al.*, 1991), ou des Characées remplacées par le potamot pectiné (COOPS et DOEF, 1996), soit entre les plantes hydrophytes et le phytoplancton (Chlorophycées, diatomées ou Cyanobactéries) en milieu stagnant, ce dernier pouvant limiter fortement la pénétration de la lumière. Parmi les différents mécanismes de compétition, on a reconnu l'existence de substances allélopatiques capables d'influer négativement sur d'autres espèces, mais la connaissance de leur mécanisme n'est que fragmentaire (BARRAT-SEGRETAIN, 1996a). La résistance au broutage peut être également un des facteurs favorisant l'expansion de certaines espèces telles que les Cyanobactéries, les cladophores, *Egeria densa*...

Ces facteurs forment un réseau complexe où l'importance des divers paramètres, la nature de leurs relations (synergie, antagonisme, indépendance) varient d'un milieu à un autre. Les macrophytes apparaissent donc comme des intégrateurs de l'ensemble de ces paramètres, de leur hiérarchie et de leurs interactions.

DISCUSSION

Risques de prolifération

Les conditions d'apparition d'une prolifération végétale résultent de nombreuses interactions et peuvent se résumer par la conjonction de deux composantes : l'existence d'espèces à risque de prolifération, et celle de facteurs favorables ou milieux propices.

L'apparition d'« Espèces à risque de prolifération »

Elle est la résultante du potentiel biologique proliférant des végétaux, principalement lié à leur capacité de croître rapidement, de produire beaucoup, de se maintenir et se développer dans le milieu (colonisation et propagation), ce qui peut être résumé par les caractéristiques suivantes des plantes :

- fort pouvoir couvrant, phénoplasticité,
- photosynthèse efficace et taux de croissance important,

- forte productivité, d'où fort taux de recouvrement, et/ou fort encombrement, et/ou forte biomasse,
- faculté de survie de l'espèce en conditions défavorables,
- reproduction végétative très efficace favorisant la propagation.

Cette notion d'espèce proliférante est toutefois à considérer à une échelle spatiale ainsi que temporelle. Ceci explique que le terme d'espèce « à risque de prolifération » soit souvent plus judicieux. Ainsi les espèces introduites récemment à caractère invasif marqué, sont-elles différentes de celles décrites il y a quelques dizaines d'années. C'est le cas d'*Elodea canadensis* considéré comme une peste d'eau à la fin du XIX^{ème} et au début du XX^{ème} siècle, et actuellement bien intégré dans la flore aquatique, après avoir causé des nuisances importantes dans de nombreux sites de l'Europe de l'Ouest.

Les espèces jugées proliférantes ne le sont pas avec la même intensité dans tous les milieux et dans toutes les régions. Certaines d'entre elles sont même protégées dans certaines régions. C'est le cas de *Ranunculus fluitans* proliférant sur de nombreux cours d'eau français et protégé dans la région Artois-Picardie, de *Potamogeton gramineus* protégé en Lorraine et qui développe dans une région proche (les Grands Réservoirs de Seine) des herbiers très importants. A la limite, une espèce rare et protégée dans un territoire donné peut y présenter localement des proliférations : c'est le cas de *Myriophyllum alterniflorum*, espèce protégée du fait de sa rareté en Alsace et en Lorraine, mais qui proliféra, incommodant les baigneurs à l'étang de Hanau dans les Vosges du Nord ; elle a été l'objet en 1996 d'une opération de moissonnage totalement illégale, puisque la destruction d'une espèce protégée est interdite ! La plupart des héliophytes peuvent engendrer des nuisances sur un plan local, particulièrement lors de l'entretien des roselières bordant fréquemment les étangs de pisciculture. Cependant ce groupe de végétaux présente une tendance générale à la régression au niveau français et européen, résultant de l'eutrophisation croissante (CIZKOVA *et al.*, 1992) et des variations des niveaux d'eau des milieux (REA, 1996). A l'opposé, des espèces introduites rivulaires, comme les renouées du Japon, mettent à profit la rudéralisation de nombreux milieux alluviaux pour les coloniser (SCHNITZLER et MULLER, 1998).

L'existence de « Milieux propices »

Elle est la résultante du croisement entre les types de milieu et les facteurs environnementaux favorables, naturels ou d'origine anthropique. Ces conditions permettent à une ou plusieurs espèces de se développer par une occupation de l'espace disponible, en surface et/ou en volume, en induisant éventuellement des nuisances.

Les caractéristiques de ces « milieux propices » sont :

- milieu stagnant pour de nombreuses espèces, faiblement courant pour certaines macro-algues, renoucles, parfois potamots,
- fort éclaircissement nécessaire pour de nombreuses espèces,
- conditions hydrodynamiques stables (courant + substrat),
- faible profondeur,
- type géologique de marnes et calcaires, rarement granites ou grès (sauf pollution ponctuelle ou eutrophisation),
- type de substrat à granulométrie fine (vases/sables) pour de nombreuses espèces,

- élévation de la température au cours de la période estivale,
- minéralisation de l'eau moyenne à élevée,
- niveau trophique souvent élevé.

Il n'est toutefois guère envisageable d'établir une modélisation précise permettant de prédire les différentes situations de proliférations végétales qui peuvent se développer avec certitude et constance dans les milieux aquatiques. Une des principales difficultés réside dans la définition du ou des facteurs prédominants ou déclenchants, au sein de situations variées liées au cumul des différents facteurs à l'origine de ces phénomènes.

Il est néanmoins possible de dégager des tendances, en considérant que ces situations de risque sont des situations multi-paramètres et que l'intensité des développements végétaux est fortement liée aux conditions climatiques et hydrologiques.

- Certains milieux vont présenter un « risque minimal ». Globalement ce sont les secteurs amont de cours d'eau sur substrat gréseux ou granitiques, souvent ombragés, qui de par leurs caractéristiques morpho-dynamiques et par la pauvreté minérale et nutritive de leurs eaux, ne sont pas propices à engendrer d'importants développements végétaux.

- En revanche, certains milieux vont présenter, soit naturellement, soit après modifications d'origine anthropique, un « risque maximal ». Ce sont généralement des milieux fortement éclairés, soit stagnants et de faible profondeur, soit faiblement courants, sur substrats marno-calcaires, dont les eaux et/ou les sédiments se situent dans une gamme de minéralisation et de trophie moyenne à forte.

- Entre ces deux situations extrêmes, peuvent se développer différentes situations intermédiaires dépendant des conditions environnementales et des espèces potentiellement proliférantes adaptées à ce milieu.

Des études sur la composition des peuplements et leurs variations spatio-temporelles, ont permis d'améliorer la connaissance phytoécologique des divers types de cours d'eau, à l'échelon régional. Il s'agit principalement de travaux de CARBIENER *et al.* (1990, 1995), GRASMÜCK *et al.* (1993), DANIEL et HAURY (1996a), HAURY (1996b), HAURY et MULLER (1991), MULLER (1990), ROBACH *et al.* (1996b), BORNETTE et AMOROS (1991), GRILLAS (1990). Plus récemment, une étude réalisée à l'échelon national, à la demande des Agences de l'Eau, a permis d'affiner ces données (HAURY *et al.*, 1998) malgré certaines lacunes, notamment sur les milieux méditerranéens et montagnards. Ces informations constituent une base référentielle importante pour l'appréhension des phénomènes de prolifération et des déséquilibres induits. Par contre les milieux stagnants souffrent encore beaucoup d'un manque de données de base.

CONCLUSION

Plusieurs enseignements sont à retenir de cette analyse :

- Il existe un certain nombre d'« espèces à risque de prolifération », développant des stratégies biologiques qui induisent de fortes potentialités de développement. Parmi elles, certaines espèces introduites récemment présentent des capacités compétitrices et invasives importantes, leur permettant de coloniser rapidement de nouveaux biotopes au détriment de la flore locale.

- Un certain nombre de milieux propices aux proliférations, présentant des caractéristiques environnementales favorables au déclenchement ou à l'aggravation de

proliférations. L'artificialisation croissante de nombreux hydrosystèmes (cours d'eau et plans d'eau), la création de nombreux plans d'eau destinés à des usages divers, la multiplication des extractions de granulats en lit majeur, la régularisation ou l'inversion des régimes hydrologiques et l'augmentation des rejets riches en éléments nutritifs, contribuent à accroître les phénomènes.

Le croisement de ces deux aspects peut permettre d'apprécier la probabilité de se trouver confronté à une prolifération, au travers d'une gamme de situations allant du risque minimal au risque maximal.

REMERCIEMENTS

Nous voulons remercier ici les Agences de l'Eau commanditaires de cette étude, en particulier Jean Prygiel de l'Agence Artois - Picardie, sans oublier tous les collaborateurs dont David Petitdidier et Aline Moreau, ainsi que les autres membres du G.I.S. Macrophytes des Eaux Continentales, Micheline Guerlesquin, Elisabeth Lambert-Servien et Gabrielle Thiébaud, qui ont contribué à l'aboutissement de ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

- AGENCE DE L'EAU RHONE-MEDITERRANEE-CORSE, 1992. Développement des végétaux aquatiques dans les cours d'eau du bassin Rhône-Méditerranée-Corse : bilan pour l'année 1992. Rapport d'étude, 6 p.
- ANDERSON M.R., KALFF J., 1988. Submerged aquatic macrophyte biomass in relation to sediment characteristics in ten temperate lakes. *Freshw. Biol.*, 19, 115-121.
- BARICA J., 1987. Le point sur les problèmes de qualité de l'eau reliés à la forte productivité des lacs dans les prairies canadiennes. *Bull. Qual. Eaux*, XII, 120-129.
- BARRAT-SEGRETAIN M.H., 1996a. Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: a review. *Vegetatio*, 123, 13-37.
- BARRAT-SEGRETAIN M.H., 1996b. Germination and colonisation dynamics of *Nuphar lutea* (L.) in a former river channel, *Aquat. Bot.*, 55, 31-38.
- BARROIN G., 1991. La réhabilitation des plans d'eau. *La Recherche*, 238, 22, 1412-1422.
- BARROIN G., 1995. Les Phosphates, ou comment manipuler la Science. *La Recherche*, 281, 56-60.
- BERNEZ I., 1999. Végétation macrophytique des cours d'eau régulés - Impacts des aménagements hydro-électriques dans le Massif armoricain. Thèse Dr Sciences de l'Environnement E.N.S.A., Rennes, 127 p. + annexes.
- BERNEZ I., HAURY J., 1996. Downstream effects of hydroelectric impoundment on river macrophyte communities. In: LECLERC M., CAPRA H., VALENTIN S., BOUDREAULT A., COTE Y. (Eds.). Ecohydraulics 2000 Québec, p. A13-A24. INRS-Eau Québec.
- BIGGS B.J.F., 1996. Patterns in benthic algae of streams. In: STEVENSON R.J., BOTHWELL M.L., LOWE R.L. (Eds.), Algal ecology, Freshwater benthic ecosystems, 31-56. Academic Press, London.
- BLAKE G., DUBOIS J.P., 1979. Rôle des macrophytes aquatiques dans l'épuration, synthèse bibliographique. Rapport à la demande du Ministère de l'Environnement et de Cadre de Vie, 91 p.
- BORNETTE G., AMOROS C., 1991. Aquatic vegetation and hydrology of a braided river floodplain. *J. Veg. Sci.*, 2, 497-512.
- BRAUN-BLANQUET J., 1964. Pflanzensoziologie. Springer Verlag, Wien. 865 p.
- BROWN J.M.A., DROMGOOLE F.I., TOWSEY M.W., BROWSE J., 1974. Photosynthesis and photorespiration in aquatic macrophytes. *R. Soc. N. Z. Bull.*, 12, 243-249.

- CANFIELD D.E., HOYER M.V., 1988. Influence of nutrient enrichment and light availability on the abundance of aquatic macrophytes in Florida streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45, 1467-1472.
- CARBIENER R., TREMOLIERES M., MERCIER J.L., ORTSHEIT A., 1990. Aquatic macrophyte communities as bioindicators of eutrophication in calcareous oligosaprobe stream waters (Upper Rhine plain, Alsace). *Vegetatio*, 86, 71-88.
- CARBIENER R., TREMOLIERES M., MULLER S., 1995. Végétation des eaux courantes et qualité des eaux : une thèse, des débats, des perspectives. *Acta Bot. Gallica*, 142, 489-531.
- CELLOT B., MOUILLOT F., HENRY C.P., 1998. Flood drift and propagule bank of aquatic macrophytes in a riverine wetland. *J. Veg. Sci.*, 9, 631-640.
- CENTRE D'ÉCOLOGIE DES RESSOURCES RENOUVELABLES (CNRS), 1991. Les herbiers de la Dordogne entre Argentat et Vayrac : évolution, typologie, propositions d'aménagement. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Adour-Garonne. 34 p.
- CENTRE DE RECHERCHES ÉCOLOGIQUES, Université de Metz (PIHAN J.C. *et al.*), 1992. Etude hydrobiologique de la retenue du Mirgenbach. Synthèse bibliographique 1991-1992. Rapport d'étude pour le compte du Centre de Production Nucléaire de Cattenom. 172 p.
- CIZKOVA-KONCALOVA H., KVET J., THOMPSON K., 1992. Carbon starvation: a key to reed decline in eutrophic lakes. *Aquat. Bot.*, 43, 105-113.
- CHARBONNIER C., 1999. Dynamique de développement de *Ludwigia* spp., Mémoire DEA « Ecologie des systèmes aquatiques continentaux », Université de Montpellier II, 35 p.
- COOPS H., W. DOEF R., 1996. Submerged vegetation development in two shallow eutrophic lakes. *Hydrobiologia*, 340, 115-120.
- DANIEL H., HAURY J., 1995. Effects of fish farms on phytocenoses in acidic rivers. *Acta Botanica Gallica*, 142 (6), 639-650.
- DANIEL H., HAURY J., 1996a. Ecologie des macrophytes aquatiques d'une rivière armoricaine (le Scorff, Bretagne sud, France), application à la bioindication. *Ecologie*, 27 (4), 245-256.
- DANIEL H., HAURY J., 1996b. Les macrophytes aquatiques : une métrique de l'environnement en rivière. *Cybiurn*, 20 (3 suppl.), 129-142.
- DAWSON F.H., 1976. The annual production of the aquatic macrophyte *Ranunculus penicillatus* var. *calcareus* (R.V. Butcher) C.D.K. Cook., *Aquat. Bot.*, 2, 51-73.
- DAWSON F.H., KERN-HANSEN U., WESTLAKE D.F., 1982. Water plants and the oxygen and temperature regimes of lowland streams. *In* : Studies on aquatic vascular plants, Ed. by SYMOENS J.J., HOOPER S.S. and COMPERE P., p. 214-221. Soc. roy. Bot. Belgique, Bruxelles.
- DESCY J.P., LEGLIZE L., LAFORGE P., PELTRE M.C., EVERBECQ E., MULLER S., PETITDIDIER D., 2000. Etude et modélisation du phytobenthos dans différents types de rivières du bassin Rhin-Meuse. Synthèse. Rapport d'étude réalisé par le Laboratoire d'Ecologie des Eaux Douces de l'Université de Namur (Belgique), en collaboration avec les Universités de Metz et de Liège, pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhin-Meuse (Eds.), 22 p.
- DETHIOUX M., 1989. Les espèces herbacées du bord des eaux. Ministère de la Région Wallonne, Namur. 143 p.
- DODDS W.K., GUDDER D.A., 1992. The ecology of *Cladophora*. *J. Phycol.*, 28, 415-427.
- DUTARTRE A., 1988. Nuisances occasionnées par les plantes aquatiques en France. Résultats d'une enquête préliminaire. *In* : ANPP, 8ème Colloque international sur la biologie, l'écologie et la systématique des mauvaises herbes. 497-506, ANPP EWRS (ed.). Paris.
- DUTARTRE A., 1992. Difficultés de gestion des milieux aquatiques imputables aux végétaux. Analyses de cas. *In* : Ann. ANPP, 15ème Conférence du COLUMA, Versailles. 1075-1082, ANPP (ed.), Paris.

- DUTARTRE A., HAURY J., PLANTY-TABACCHI A.M., 1997. Introductions de macrophytes aquatiques et riverains dans les hydrosystèmes français métropolitains : essai de bilan. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 344/345, 407-426.
- DUTARTRE A., HAURY J., JIGOREL A., 1999. Succession of *Egeria densa* in a drinking water reservoir in Morbihan (France). In : « Biology, Ecology and Management of Aquatic Plants ». CAFFREY J.M., BARRETT P.R.F., FERREIRA M.T., MOREIRA I.S., MURPHY K.J. and WADE P.M. (Eds). *Hydrobiologia*, 415, 243-247.
- G.I.S. MACROPHYTES, 1997. Biologie et écologie des espèces végétales aquatiques proliférant en France. Synthèse bibliographique. Rapport d'étude réalisé à la demande de l'Inter-Agences de l'Eau, n° 68, 199 p.
- GRASMUCK N., 1994. La végétation aquatique des cours d'eau de Lorraine : typologie floristique et écologique. Contribution à l'étude de l'autoécologie des espèces de la flore aquatique lorraine. Thèse de doctorat : Sci. Vie, Université de Metz, 219 p.
- GRASMUCK N., HAURY J., LEGLIZE L., MULLER S., 1993. Analyse de la végétation aquatique fixée des cours d'eau lorrains en relation avec les paramètres d'environnement. *Ann. Limnol.*, 29, 223-237.
- GRASMUCK N., HAURY J., LEGLIZE L., MULLER S., 1995. Assessment of the bioindicator capacity of aquatic macrophytes using multivariate analysis. *Hydrobiologia*, 300/301, 115-122.
- GRILLAS P., 1990. Distribution of submerged macrophytes in the Camargue in relation to environmental factors. *J. Veg.Sci.*, 1, 393-402.
- GUYOT S., 1994. Evaluation de l'eutrophisation sur le bassin Artois-Picardie. Mém. DESS : Gestion des ressources renouvelables , USTL Lille, 84 p.
- HASLAM S.M., 1978. River plants. The macrophytic vegetation of watercourses. Cambridge university press, Cambridge. 396 p.
- HAURY J., 1996a. Macrophytes des cours d'eau : bioindication et habitat piscicole. Thèse d'Habilitation à Diriger des Recherches, Université de Rennes I. 3 vol. : 99 p.+ 2 vol.n.p.
- HAURY J., 1996b. Assessing functional typology involving water quality, physical features and macrophytes in a Normandy river. *Hydrobiologia*, 340, 43-19.
- HAURY J., GOUESSE AIDARA L., 1990. Etude méthodologique préliminaire de la biomasse des macrophytes en rivières. 14^{ème} conférence internationale COLUMA. Versailles. *Ann. ANPP*, 1, 247-255.
- HAURY J., MULLER S., 1991. Variations chorologiques et écologiques de la végétation macrophytique des rivières acides du Massif Armoricaïn et des Vosges du Nord (France). *Rev. Sci. Eau*, 4, 163-182.
- HAURY J., BERNEZ I., LAHILLE V., 1996a. Influence de la retenue de Rabodanges sur les peuplements macrophytiques de l'Orne. In : MÉROT P. et JIGOREL A. (Eds.). Hydrologie dans les pays celtiques, Rennes, 8-11 juillet 1996. Colloq. INRA, 79, 283-290.
- HAURY J., PELTRE M.C., MULLER S., TREMOLIERES M., BARBE J., DUTARTRE A., GUERLESQUIN M., 1996b. Des indices macrophytiques pour estimer la qualité des cours d'eau français : premières propositions. *Ecologie*, 27, 4, 79-90.
- HAURY J., JAFFRE M., DUTARTRE A., PELTRE M.C., BARBE J., TREMOLIERES M., GUERLESQUIN M., MULLER S., 1998. Application de la méthode « milieux et végétaux aquatiques fixés » à 12 rivières françaises - Typologie floristique préliminaire. *Ann. Limnol.*, 34, 2, 129-138.
- HENRY C.P., AMOROS C., BORNETTE G., 1996. Species traits and recolonization processes after flood disturbances in riverine macrophytes. *Vegetatio*, 122, 13-27.
- HOLM L.G., PLUCKNETT D.L., PANCHO J.V., HERBERGER J.P., 1977. *Ceratophyllum demersum* L. In : The world's worst weeds: distribution and biology, 207-211. University Press of Hawaiï, Honolulu.
- JANAUER G.A., KUM G., 1996. Macrophytes and flood plain water dynamics in the River Danube ecotone research region (Austria). *Hydrobiologia*, 340, 137-140.

- KELLER L., 1997. Les macrophytes aquatiques du Rhône court-circuité à Pierre-Bénite (69). De l'écologie physique à la gestion des proliférations. Mém. de fin d'études ing. : Ecole nationale supérieure d'agriculture : Angers. 50 p. + annexes.
- LACHAVANNE J.B., 1985. The influence of accelerated eutrophication on the macrophytes of Swiss lakes: abundance and distribution. *Verh. int. Verein. Limnol.*, 22, 2950-2955.
- LEHMANN A., CASTELLA E., LACHAVANNE J.B., 1997. Morphological traits and spatial heterogeneity of aquatic plants along sediment and depth gradients, Lake Geneva, Switzerland. *Aquat. Bot.*, 55, 281-299.
- LELEU L., 1989. Eléments pour une quantification des phénomènes d'eutrophisation en rivière : applications à l'Aube et à l'Aujon. Mém. : DESS : Espace et milieux, Université Paris 7. 68 p.
- MABERLY S.C., SPENCE D.H.N., 1983. Photosynthetic inorganic carbon use by freshwater plants. *J. of Ecology*, 71, 705-724.
- MADSEN J.D., HARTLEB C.F., BOYLEN C.W., 1991. Photosynthetic characteristics of *Myriophyllum spicatum* and six submersed aquatic macrophyte species native to Lake George, New York. *Freshw. Biol.*, 26, 233-240.
- MATHEY A., 1993. Etude biologique et écotoxicologique de la Chlorophycée *Hydrodictyon reticulatum* (L.) Lagerh., génératrice d'une fleur d'eau. Thèse de doctorat : Sci. agron. : INPL, Nancy. 213 p.
- MICHARD M., ALEYA L., VERNEAUX J., 1996. Mass occurrence of the Cyanobacteria *Microcystis aeruginosa* in the hypereutrophic Villerest Reservoir (Roanne, France): usefulness of the biyearly examination of N/P and P/C couplings. *Arch. Hydrobiol.*, 135, 337-359.
- MOREAU A., 1996. Etude des plantes aquatiques du marais breton-vendéen. Mise au point d'un protocole de quantification des hydrophytes flottantes. Stage effectué au Cemagref. Bordeaux. Mém. DESS : Sci. nat. : Université de Bordeaux 1. 171 p. + annexes.
- MORGILLO A., 1995. La prolifération des macrophytes dans le plan d'eau de Miribel-Jonage : causes et moyens de limitation. Mém. fin d'études ing. : Ecole nationale des travaux publics de l'Etat. 82 p.
- MULLER S., 1990. Une séquence de groupements végétaux bioindicateurs d'eutrophisation croissante des cours d'eau faiblement minéralisés des Basses Vosges gréseuses du Nord. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 310, 509-514.
- NICHOLS S.A., YANDELL B., 1995. Habitat relationships for some Wisconsin lake plant associations. *J. freshw. ecol.*, 10, 367-377.
- OCDE, 1982. Eutrophisation des eaux. Méthodes de surveillance, d'évaluation et de lutte. OCDE, Paris. 164 p.
- PELTRE M.C., LEGLIZE L., SALLERON J.L., 1993. Végétation fixée et phosphore en petit cours d'eau. Conséquences d'une réduction des apports de phosphore. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 331, 357-371.
- PELTRE M.C., PETITDIDIER D., LEGLIZE L., MULLER S., 1995. Proliférations macrophytiques sur le plan d'eau de Madine (Meuse). Estimation quantitative et possibilités de gestion. 16^{ème} Conférence du COLUMA. Reims. *Ann. ANPP*, III, 1401-1409.
- PRYGIEL J., LEITAO M., 1994. Cyanophycean blooms in the reservoir of Val Joly (northern France) and their development in downstream rivers. *Hydrobiologia*, 289, 85-96.
- REA N., 1996. Water levels and *Phragmites*: decline from lack of regeneration or dieback from shoot death. *Folia Geobot. Phytotaxon.*, 31, 85-90.
- ROBACH F., HAJNSEK I., EGLIN I., TREMOLIERES M., 1995. Phosphorus sources for aquatic macrophytes in running waters: water or sediment ? *Acta Bot. Gallica*, 142, 6, 719-731.
- ROBACH F., MERLIN S., ROLLAND T., TREMOLIERES M., 1996a. Assimilation et stockage du phosphore par des macrophytes aquatiques bioindicateurs du niveau trophique de l'eau. *Ecologie*, 27, 203-214.

- ROBACH F., THIEBAUT G., TREMOLIERES M., MULLER S., 1996b. A reference system for continental running waters: plant communities as bioindicators of increasing eutrophication in alkaline and acidic waters in north-east France. *Hydrobiologia*, 340, 67-76.
- RODRIGUEZ S., VERGON J.P. (DIREN FRANCHE-COMTE), 1996. Guide pratique de détermination générique des algues macroscopiques d'eau douce. Rapport d'étude pour le compte du Ministère de l'Environnement, DIREN Franche-Comté, Besançon. 110 p.
- ROLLAND T., THIEBAUT G., DANIEL H., TREMOLIERES M., HAURY J., MULLER S., sous presse. Response of nitrate reductase activity to ammonium in three populations of *Elodea canadensis* Michx. *Ecologie*.
- SAINT-MACARY I., 1998. Dynamique de *Ludwigia peploïdes* au Marais d'Orx. Mémoire de DEA « Dynamique des Ecosystèmes Aquatiques », Université de Pau et des Pays de l'Adour, 23 p. + annexes.
- SCHNITZLER A., MULLER S., 1998. Ecologie et biogéographie de plantes hautement invasives en Europe : les renouées géantes du Japon (*Fallopia japonica* et *F. sachalinensis*). *Rev. Ecol. Terre Vie*, 53, 3-37.
- SCULTHORPE C.D., 1967. The biology of aquatic vascular plants. E. Arnold, London, 610 p.
- SMITH V.H., 1983. Low nitrogen to phosphorus ratios favor dominance by blue-green algae in lake phytoplankton. *Science*, 221, 669-671.
- SOCIETE DU CANAL DE PROVENCE, 1998. Réhabilitation des plans d'eau du Verdon envahis par la végétation aquatique. 1ère phase : état des lieux- diagnostic. Rapport d'étude réalisé avec la Maison Régionale de l'Eau, 183 p.
- SPINK A., ROGERS S., 1996. The effects of a record flood on the aquatic vegetation of the Upper Mississippi River System: some preliminary findings. *Hydrobiologia*, 340, 51-57.
- STRAND J.A., WEISNER S.E.B., 1996. Wave exposure related growth of epiphyton: Implications for the distribution of submerged macrophytes in eutrophic lakes. *Hydrobiologia*, 325, 113-119.
- TEN CATE J.H., SIMONS J., SCHREURS H., 1991. Periphytic macro- and microalgae in dutch freshwater ditches and their significance as ecological indicators of water quality. *Arch. Hydrobiologia*, 122, 275-296.
- THIEBAUT G., MULLER S., 1999. A macrophyte communities sequence as an indicator of eutrophication and acidification levels in weakly mineralised streams in north-eastern France. *Hydrobiologia*, 410, 17-24.
- THIEBAUT G., ROLLAND T., ROBACH F., TREMOLIERES M., MULLER S., 1997. Quelques conséquences de l'introduction de deux espèces de macrophytes, *Elodea canadensis* Michaux et *Elodea nuttallii* St. John, dans les écosystèmes aquatiques continentaux : exemple de la plaine d'Alsace et des Vosges du Nord (nord-est de la France). *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 344/345, 441-452.
- VAN DER PIJL L., 1969. Principles of dispersal in higher plants. Springer Verlag Stuttgart, 154 p.
- VAN WIJK R.J., 1988. Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. I. General characteristics, biomass production and life cycles under field conditions. *Aquat. Bot.*, 31, 211-258.
- WHITTON B.A., 1970. Biology of *Cladophora* in freshwaters. *Water Res.*, 4, 457-476.
- WHITTON B.A., 1973. Freshwater plankton. In : CARR N.G., WHITTON B.A. (Eds.), The biology of blue-green algae, 353-367, Blackwell, Oxford.